Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **6**, 1984,
section A, nº 1 : 67-88.

Halechiniscidae (Heterotardigrada) de la campagne Benthedi, canal du Mozambique

par Jeanne Renaud-Mornant

Résumé. — Les Halechiniscidae (Heterotardigrada) suivants sont décrits de l'étage bathyal au nord du canal du Mozambique : *Rhomboarctus thomassini* n. g., n. sp. de la sous-famille Styraconyxinae Kristensen et Renaud-Mornant, 1983, *Tanarctus minotauricus* n. sp. de la sous-famille Tanarctinae Renaud-Mornant, 1980, *Parmursa fimbriata* n. g., n. sp. de la sous-famille Euclavarctinae Renaud-Mornant, 1983, et *Chrysoarctus briandi* n. g., n. sp. de la sous-famille Halechiniscinae (Thulin, 1928). *T. gracilis* Renaud-Mornant, 1980, et *T. heterodactylus* Renaud-Mornant, 1980, sont signalés pour la première fois depuis leur découverte dans l'Atlantique Ouest. Les relations phylétiques à l'intérieur de la famille sont discutées.

Abstract. — The following Halechiniscidae (Heterotardigrada) are described from bathyal depths north of Mozambique channel : *Rhomboarctus thomassini* n. g., n. sp. from the Styraconyxinae Kristensen and Renaud-Mornant, 1983, subfamily, *Tanarctus minotauricus* n. sp. from the Tanarctinae Renaud-Mornant, 1980, subfamily, *Parmursa fimbriata* n. g., n. sp. from the Euclavarctinae Renaud-Mornant, 1983, and *Chrysoarctus briandi* n. g., n. sp. from the Halechiniscinae (Thulin, 1928) subfamily. First record of *T. gracilis* and *T. heterodactylus* since their description by Renaud-Mornant (1980) from Western Atlantic. Phyletical relationships within the family are discussed.

J. Renaud-Mornant, *Laboratoire des Vers, associé au CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, 75231 Paris Cedex 05.*

Lors de la campagne océanographique Benthedi de 1977 du N/O « Suroît », entreprise sous l'égide du CNRS dans le canal du Mozambique (voisinage des Comores, Glorieuses et Mayotte), B. Thomassin a effectué de nombreuses récoltes de sédiments qui, triés par le CENTOB à Brest, ont permis l'étude d'Halechiniscidae nouveaux.

Certains ont fait l'objet d'un récent travail (Renaud-Mornant, 1983), qui a permis la création de la sous-famille des Euclavarctinae, d'autres sont traités ci-dessous. Ils appartiennent au domaine bathyal (275 à 770 m), sableux ou sablo-vaseux, constitué le plus souvent par un sédiment organogène, corallien ou coquillier.

L'originalité des animaux examinés a conduit à la description de trois nouveaux genres qui posent le problème des relations phylogénétiques à l'intérieur de la famille des Halechiniscidae.

Les critères de base utilisés pour la construction d'un arbre phylogénique où figurent les nouveaux taxons sont les mêmes que ceux qui nous ont servi récemment pour la compréhension de la sous-famille des Styraconyxinae (Kristensen et Renaud-Mornant, 1983), c'est-à-dire : forme des griffes, présence de pédoncules digitaux, organes sensoriels.

HALECHINISCIDAE Thulin, 1928

DIAGNOSE : Arthrotardigrada sans plaques ; appendices céphaliques complets. Adultes avec pattes terminées par quatre doigts, chacun portant une griffe.

La famille des Halechiniscidae a récemment été scindée en cinq sous-familles dont quatre sont représentées dans les échantillons étudiés ici par des taxons nouveaux qui sont décrits ci-dessous.

STYRACONYXINAE Kristensen et Renaud-Mornant, 1983

DIAGNOSE : Halechiniscidae à griffes avec pédoncules digitaux dans les quatre doigts, ou manquant dans les doigts internes. Si le pédoncule est absent des doigts internes, leurs parties proximales sont cordiformes (un pédoncule n'est pas indiqué chez *Bathyechiniscus* Steiner, 1926, mais est peut-être présent).

GENRE ET ESPÈCE-TYPES : *Styraconyx haploceros* Thulin, 1942, emend. Kristensen, 1977.

Lors de la création de la sous-famille des Styraconyxinae, les auteurs ont donné une classification phylogénique des genres qu'ils y ont inclus. Parmi ceux-ci figurent des taxons à cuticule à franges de piliers épicuticulaires, tels *Raiarctus* Renaud-Mornant, 1981, connu de Madagascar, et *Rhomboarctus* n. g., qui sera décrit ci-dessous.

RHOMBOARCTUS n. g.

DIAGNOSE : Styraconyxinae à bord frontal céphalique incurvé ; collerette épicuticulaire à piliers bordant le corps, interrompue seulement dans la région céphalique et de part et d'autre de l'appendice caudal. Pédoncule digital présent sur doigts externes seulement. Griffes possédant un petit éperon supplémentaire vestigiel.

ÉTYMOLOGIE : Du grec ρομβοσ.

ESPÈCE-TYPE : *Rhomboarctus thomassini* n. sp.

Ce genre apparenté à *Raiarctus* s'en distingue par des griffes nettement simplifiées.

Rhomboarctus thomassini [1] n. sp.
(Fig. 1)

DIAGNOSE : *Rhomboarctus* avec appendices céphaliques complets, clavas secondaires réduites à de faibles mamelons. Cirres céphaliques et coxaux avec fort scapus implanté sur cirrophore faible, flagellum sans pointe, terminé abruptement. Clavas primaires oblongues, insérées séparément du cirre A, mais sur socle commun. Appendice caudal entouré d'une collerette.

1. Dédié à B. THOMASSIN, récolteur de ce remarquable matériel.

Holotype : Une femelle à maturité génitale déposée au MNHN, Paris, sous le n° AR 313.

Localité : Ride des Comores (13°00',04 S-44°54',01 E). Prof. : 770 m. Sable organogène.

Description de l'holotype

Corps massif de 124 µm de long sans l'appendice caudal (11 µm), sur 61 de large, sans la frange cuticulaire latérale. Celle-ci s'étend de la base de la tête à l'insertion des P_4. De là jusqu'à l'appendice caudal, seuls des piliers cuticulaires de courte taille (1 µm) sont présents. Les piliers de la collerette latérale sont au nombre d'une soixantaine et espacés de 1,5 µm. Ils mesurent 6 µm de hauteur dans la partie antérieure de l'animal, 10 µm dans la partie postérieure et 5 µm autour de l'appendice caudal rectangulaire où l'on en dénombre une douzaine. La cuticule dorsale présente de faibles plis à la hauteur de l'insertion des pattes, et ne possède que de très petites ponctuations (fig. 1, A).

La tête, peu individualisée, est beaucoup plus large (45 µm) que haute (16 µm dans sa partie médiane).

Cirres céphaliques implantés sur des cirrophores peu élevés (1 µm) ; ils comprennent un scapus évasé en entonnoir dans sa partie distale, suivi d'un flagellum tronqué à son extrémité, donc sans pointe effilée (fig. 1, B). Cirre médian court (scapus : 3 µm, flagellum : 4 µm) nettement dorsal. Cirres médians internes (4 et 7) ; cirres médians externes (4 et 9) en position plus latérale. Cirres A (9 et 15) implantés sur un lobe latéral peu accentué et en avant des clavas (8), celles-ci oblongues, avec organite basal réfringent. Clavas secondaires réduites à un petit mamelon ventral ($\leqslant$ 2 µm) situé à proximité des cirres médians externes. Les cirres E (18 µm), qui sont de forme simple, effilée, et sont implantés sur un cirrophore rond de 2 µm, possèdent un anneau à leur base.

Les pattes sont de type « *Styraconyx* » et les soies coxales sont de morphologie semblable à celle des cirres céphaliques. Elles mesurent 2 et 4 µm sur P_1 et P_2, 2 et 5 µm sur P_3. La papille P_4 est sphérique (dm 3 µm) et terminée par une pointe de 1,5 µm. Organite réfringent basal présent. Les tarses sont simples, cylindriques, c'est-à-dire peu évasés à la hauteur de l'insertion des doigts. Ceux-ci sont courts, et sans différence de taille notable. Doigts externes avec pédoncule constitué de deux parties : distale, allongée en un fin filament vers la griffe, et proximale incurvée avec deux apophyses (fig. 1, C et D). Doigts internes avec partie basale cordiforme, partie distale sans pédoncule. Griffes en forme de croissant, rétractables dans des gaines cuticulaires ne les recouvrant pas complètement. Éperon secondaire très petit localisé dans la partie basale de la griffe, et de taille plus réduite sur les griffes des doigts internes.

Anatomie interne : Le tube buccal étroit et long (22 µm) s'ouvre par l'orifice buccal entouré d'une plage cuticulaire quadrangulaire ; dans sa partie postérieure, il s'évase formant trois apophyses au contact du bulbe pharyngien (dm : 14 µm). Stylets fins de 25 µm, sans supports analysables. Glandes salivaires de grande taille ($>$ 10 µm). Estomac rempli de globules, diverticules diffus ; anus à fente contournée, bifide à ses extrémités. Masse ovarienne de 35 µm de long, atteignant P_2. Fins conduits des réceptacles séminaux vus uniquement dans leur parcours distal. Ils sont légèrement contournés et débouchent antérieurement au gonopore. Celui-ci, en rosette à 6 plaques, est en position proche de l'anus ($<$ 10 µm).

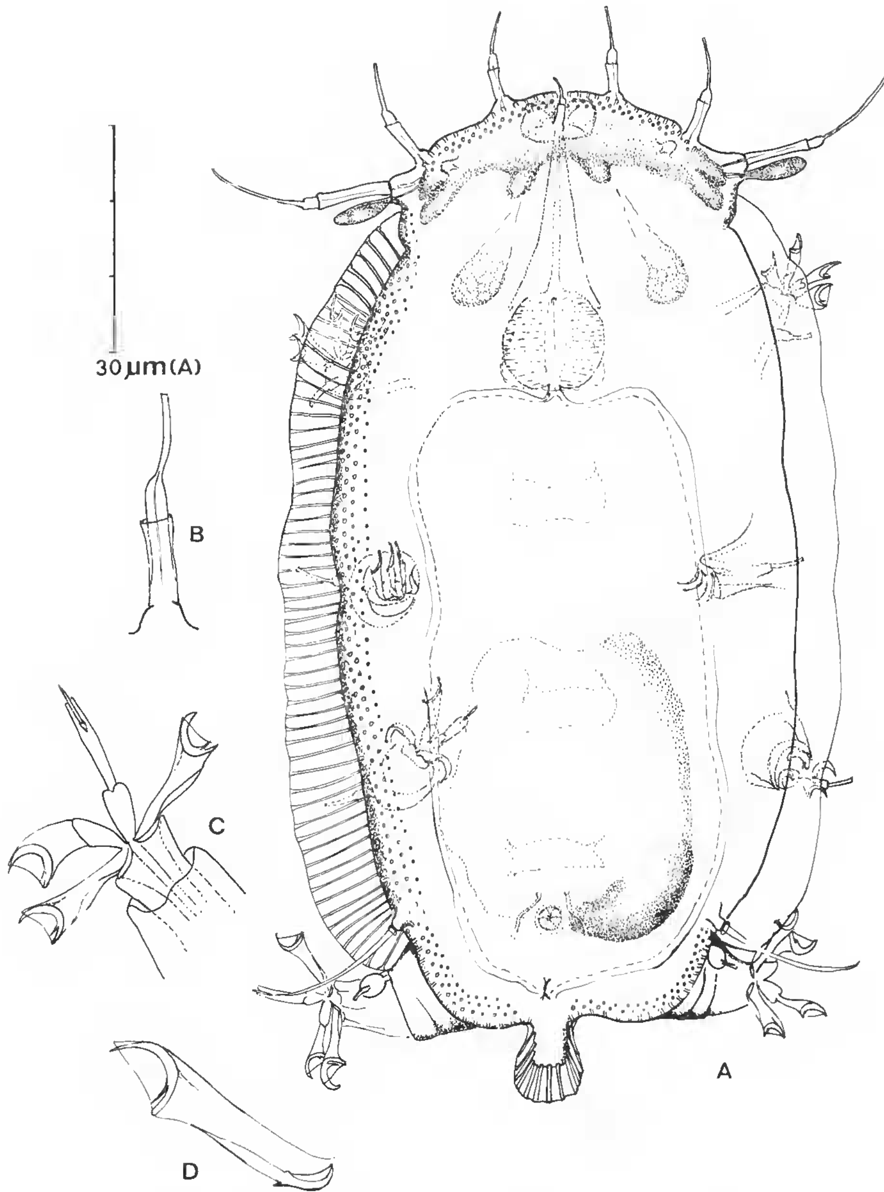


Fig. 1. — *Rhomboarctus thomassini* n. g., n. sp. : A, holotype, vue dorsale ; B, cirre céphalique ; C, tarse et doigts de P_4 ; D, doigt externe de P_4.

Discussion

L'allure générale du corps, entouré d'une collerette, et la forme de la tête et des pattes rappellent incontestablement celles des espèces du genre *Raiarctus*, mais, étant donné l'importance accordée à la morphologie des griffes chez les Styraconyxinae (Kristensen et Renaud-Mornant, 1983), il est bien certain que, malgré la présence d'un pédoncule digital dans les doigts externes, ce nouveau taxon ne peut être inclus dans le genre *Raiarctus*, en raison de la forme de ses griffes. En effet, chez *Raiarctus*, on observe un éperon secondaire de forte taille, situé au-dessus de la base de la griffe qui est elle-même épaisse. Chez *Rhomboarctus*, l'éperon est très fin, à peine discernable sur la base des griffes des doigts internes. Celles-ci sont minces et n'ont pas de forte base.

D'autre part, la forme des cirres céphaliques est différente de celle que l'on trouve chez *Raiarctus*, où un flagellum en pointe fine termine le cirre. Ici, le flagellum est épais et tronqué, rappelant la forme des cirres de *Lepoarctus* Kristensen et Renaud-Mornant, 1983.

Au point de vue des caractères spécifiques, la présence d'un appendice caudal bien développé et d'une collerette interrompue dans les parties céphaliques et postérieures aux P_4 nous paraît bien établir l'individualité spécifique de l'animal.

Tanarctinae Renaud-Mornant, 1980

Diagnose : Halechiniscidae avec pattes possédant un tibia lancéolé suivi d'une région tarsienne conique dont les sommets opposés forment un poignet étroit. Griffes simples avec calcar externe, épine accessoire parfois présente sur griffes médianes. Papille P_4 modifiée en longue épine caudale, simple ou ramifiée. Épicuticule interne soutenue par des piliers de taille élevée et croissant du centre vers la périphérie du corps.

Genre-type : *Tanarctus* Renaud-Debyser, 1959, emend. Lindgren, 1971, et Renaud-Mornant, 1975.

Espèce-type : *Tanarctus tauricus* Renaud-Debyser, 1959.

Tanarctus minotauricus n. sp.
(Fig. 2)

Diagnose : *Tanarctus* avec clavas primaires plus petites que la longueur du corps et clavas secondaires de grande taille, au moins égale à celle des cirres médians externes. Papille P_4 modifiée en longue soie simple.

Étymologie : De Minotaure : taureau légendaire ; allusion à l'importante taille des clavas secondaires.

Holotype : Une femelle à maturité génitale déposée au MNHN, Paris, sous le n° AR 314.

Localité : Ride des Comores (13°00',04 S-44°54',01 E). Prof. : 770 m. Sable organogène.

Description de l'holotype

Corps ovale de 75 µm de long sur 41 de large. Tête rectangulaire, bien individualisée, plus étroite vers le bas, avec repli profond dorsal au-dessus de l'insertion des P_1. Assorti-

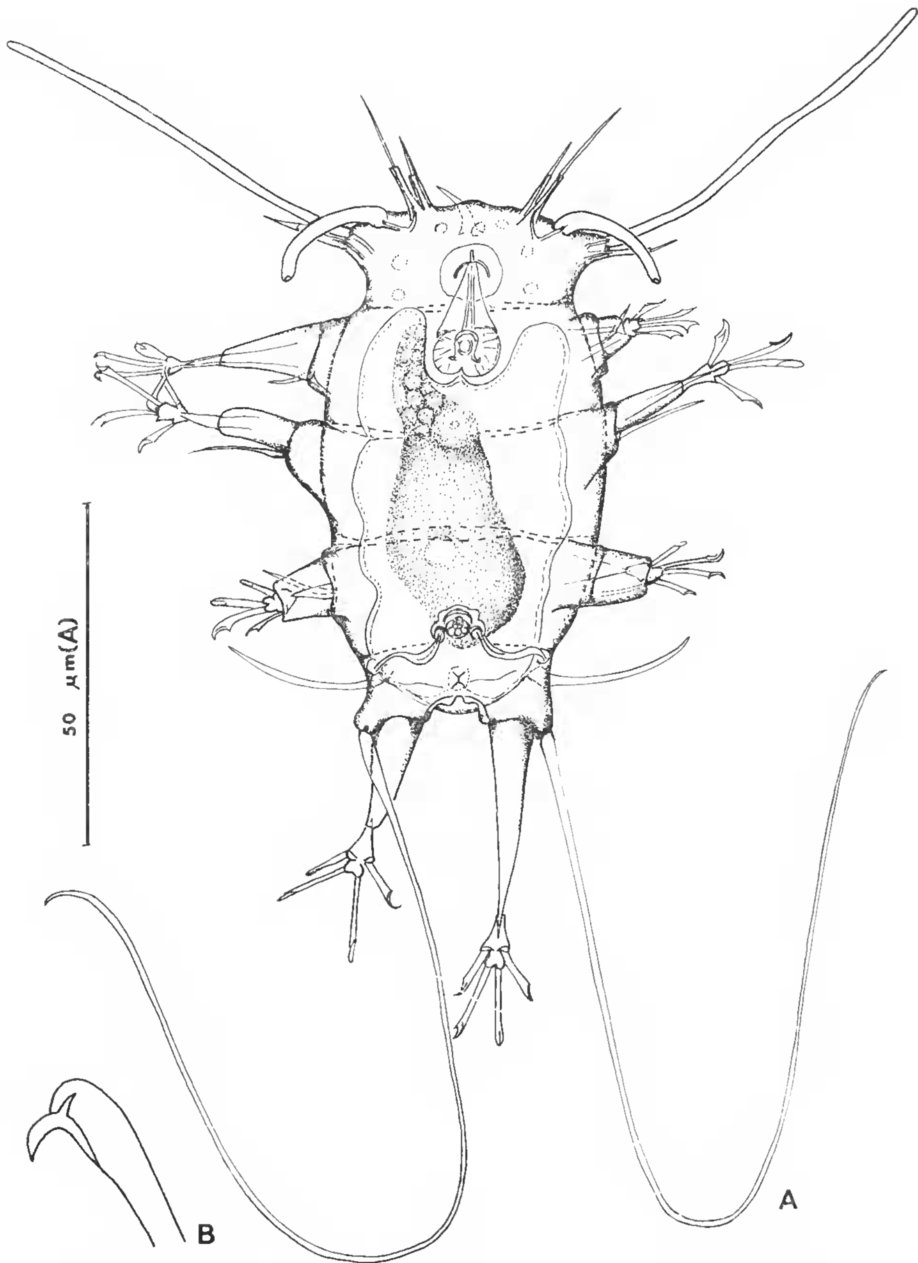


Fig. 2. — *Tanarctus minotauricus* n. sp. : A, holotype, vue ventrale ; B, griffe sortie de sa gaine.

ment d'appendices céphaliques complet. Cirres avec scapus allongé, rectiligne, inséré sur cirrophore réduit, flagellum simple. Cirre médian implanté dorsalement en arrière du bord céphalique frontal (scapus : 5 µm, flagellum : 6 µm), cirres médians internes (5 et 7), cirres médians externes nettement plus longs que les précédents (9 et 11), clavas secondaires insérées latéralement au cirre médian externe, larges de 2 µm à leur base ; elles sont incurvées vers l'extérieur de la tête et mesurent 20 µm de long. Cirre A (7 et 6) accolé à la clava primaire, celle-ci légèrement plus mince que les précédentes et de 60 µm de long. Autour de la bouche, présence d'organites ronds (dm : 2 µm) compacts, habituels chez les Tanaretinae (fig. 2, A).

Pattes de morphologie analogue à celle qui a été définie pour la sous-famille ; doigts internes : 11 µm, doigts externes : 8 µm. Calcar externe fort, inséré à mi-hauteur des griffes, elles-mêmes en forme de croissant et sans épine accessoire, mais avec gaines pouvant les recouvrir complètement (fig. 2, B).

Organes sensoriels pédieux présents : soies coxales sur P_1, P_2 et P_3, respectivement de 8, 18 et 15 µm, avec scapus peu distinct, et souvent encombrées d'un manchon de débris ; papilles allongées, de 170 µm, sur P_4.

Anatomie interne : Bouche en fente longitudinale, entourée d'une plage cuticulaire en cône, stylets de 12 µm, avec supports très fins, courbes ; placoïdes du bulbe incurvés (5 µm). Estomac à contours indistincts, rempli de granules réfringents, surmonté par l'ovaire s'étendant jusqu'au bulbe. Ovule mûr de 28 µm de diamètre. Structures cuticulaires très fines en forme de trapèze entourant le gonopore ; latéralement, ouvertures des conduits génitaux de faible diamètre, s'élargissant à moitié de leurs cours. Anus en fente quinquaradiée, situé à 8 µm au-dessous du gonopore.

Discussion

Dans le genre *Tanarctus*, auquel la nouvelle espèce appartient incontestablement, la différenciation spécifique s'effectue au niveau de la taille des clavas primaires, l'absence ou la présence de clavas secondaires, et surtout la morphologie des papilles P_4 modifiées (McKirdy *et al.*, 1976 ; Renaud-Mornant, 1980), étant donné qu'à l'intérieur du genre la forme des pattes et des griffes semble être relativement uniforme. A mesure que les récoltes s'intensifient, une grande diversité se fait jour au niveau de l'existence et de la morphologie des clavas secondaires des Heterotardigrada (voir, par exemple, les travaux de Kristensen et Hallas, 1980, pour *Echiniscoides*, de Kristensen et Renaud-Mornant, 1983, pour les Styraconyxinae...). La nouvelle espèce décrite ici en est l'illustration. Si des clavas secondaires non érigées (nommées papilles céphaliques), sous forme de plages cuticulaires modifiées, existent chez *T. velatus* McKirdy *et al.*, 1976, et *T. gracilis* Renaud-Mornant, 1980 (voir plus loin), les clavas secondaires érigées, en général de taille réduite, ont été notées et utilisées comme caractère spécifique chez *T. ramazzotti* Renaud-Mornant, 1974, et reconnu comme tel après émendation chez *T. tauricus* Renaud-Debyser, 1959. Les clavas secondaires, longues, de taille égale aux cirres médians internes, et épaisses (2 µm), de *T. minotauricus* différencient bien cette espèce de toutes les autres connues actuellement. Chez certains Halechiniscinae, un dimorphisme sexuel se rapportant aux clavas peut exister ; dans ce cas ce sont les clavas primaires des mâles qui sont

de taille supérieure. Étant donné que, dans le cas de la nouvelle espèce, le seul exemplaire connu est une femelle, la particularité de taille des clavas ne peut être imputée à un caractère sexuel secondaire.

Tanarctus gracilis Renaud-Mornant, 1980

Diagnose : *Tanarctus* avec clavas et appendices P_4 simples dépassant largement la longueur du corps. Clavas secondaires absentes.

Matériel examiné : Une femelle à maturité génitale : MNHN, Paris, n° AR 351.

Localité : Ride des Comores (11°32',00 S-47°23',02 E). Prof. : 615-625 m. Sable corallien.

Discussion

L'exemplaire étudié ici est conforme à la description originale par la taille du corps, des clavas primaires, des papilles P_4 et des soies coxales, mais en diffère par des piliers cuticulaires beaucoup plus petits et surtout par la présence de formations cuticulaires en bourrelet situées postérieurement aux cirres médians externes et correspondant à des clavas secondaires. Celles-ci sont de forme intermédiaire entre des clavas seulement indiquées par une ligne cuticulaire présente dans le matériel-type récemment réexaminé à la lumière des recherches citées plus haut, et la forme bien différenciée des clavas érigées.

Ne pouvant décider d'après un seul exemplaire s'il s'agit d'un état physiologique ou d'un caractère spécifique original, je rattache cet exemplaire, provisoirement peut-être, à l'espèce *T. gracilis*.

Tanarctus heterodactylus Renaud-Mornant, 1980

Diagnose : *Tanarctus* avec épicuticule soutenue par piliers dorsaux > 1 µm. Doigts externes réduits à des moignons sans griffes.

Matériel examiné : Une femelle à maturité génitale : MNHN, Paris, n° AR 361.

Localité : Ride des Comores (12°53',05 S-45°16',03 E). Prof. : 275-400 m. Sable vaseux.

Discussion

Cet exemplaire correspond en tous points à la description originale, sauf en ce qui concerne la base des papilles P_4 qui présentent une partie proximale plus renflée. La taille des deux moignons digitaux externes est semblable à celle des exemplaires-types de l'Atlantique Nord. La constance de ce caractère chez des animaux de régions géographiques différentes pose le problème de la forme de l'Atlantique Sud-Brésil (Renaud-Mornant, 1980), chez laquelle les moignons sont plus gros et apparaissent plus individualisés et plus allongés. D'autres récoltes en différentes régions du globe permettront certainement de préciser l'importance de ce caractère pour la taxonomie de cette espèce et, éventuellement, l'isolement de la forme néotropicale.

Euclavarctinae Renaud-Mornant, 1983

Diagnose : Halechiniscidae à corps nu sans expansions, tête conique. Deux paires de clavas de forme très différente. Cirres A et clavas insérés séparément. Tarse peu individualisé, griffes simples ou avec épine accessoire sur griffe médiane.

Genre-type : *Euclavarctus* Renaud-Mornant, 1975.

Discussion

Cette sous-famille d'apparence homogène comprend des genres bathyaux et abyssaux caractérisés par des pattes « simplifiées » (doigts sans pédoncule, griffes en croissant, la plupart sans épine accessoire) et la possession de clavas primaires et secondaires bien individualisées. Le nouveau genre décrit ci-dessous possède ces deux critères principaux, mais présente aussi des traits morphologiques originaux (alae à piliers) ou déjà rencontrés dans des sous-familles voisines (morphologie de la tête et implantation des clavas primaires rappelant celles des Halechiniscinae).

Le statut de ce nouveau genre reste donc incertain, il nous paraît raisonnable de le rattacher provisoirement aux Euclavarctinae, jusqu'à ce que la découverte de formes affines puisse autoriser l'individualisation de ce taxon dans une nouvelle sous-famille, ou bien confirmer son appartenance à la sous-famille actuelle. Dans ce cas, une émendation de la diagnose des Euclavarctinae sera nécessaire.

PARMURSA n. g.

Diagnose : Euclavarctinae avec tête trapézoïdale, assortiment complet d'appendices céphaliques dressés. Lames cuticulaires à piliers entourant le corps.

Étymologie : Du latin *parma*, petit bouclier rond, et *ursa*, ourse.

Espèce-type : *Parmursa fimbriata* n. sp.

Parmursa fimbriata n. sp.
(Fig. 3 et 4)

Diagnose : *Parmursa* avec 8 lames cuticulaires : une céphalique, 6 latérales et une caudale trilobée. Cirres céphaliques à scapus court, en entonnoir ; clavas primaires bilobées insérées avec cirre A sur cirrophore individualisé ; clavas secondaires ovoïdes érigées. Tube buccal et stylets fins. Soies sensorielles sur P_1, P_2 et P_3. Papilles courtes sur P_4. Cirre E de grande taille, à bourrelets.

Étymologie : Du latin *fimbriata*, frangée.

Holotype : Un mâle à maturité génitale, déposé au MNHN, Paris, sous le n° AR 315.

Paratypes : Une femelle à maturité génitale : MNHN, Paris, n° AR 317 ; une femelle adulte : MNHN, Paris, n° AR 316.

Localité : Ride des Comores (13°00',04 S-44°54',01 E). Prof. 770 m. Sable organogène.

Autre spécimen : Une femelle à maturité génitale : MNHN , Paris, n° AR 310.

Localité : Ride des Comores (13°05′,02 S-45°07′,09 E). Prof. 400-520 m. Sable organogène et coquillier.

Description de l'holotype

Le corps, de 130 µm de long et de 80 µm de large, à la hauteur des P_2, est de forme ovoïde et bombée dorsalement avec plis à hauteur des pattes. La surface cuticulaire est

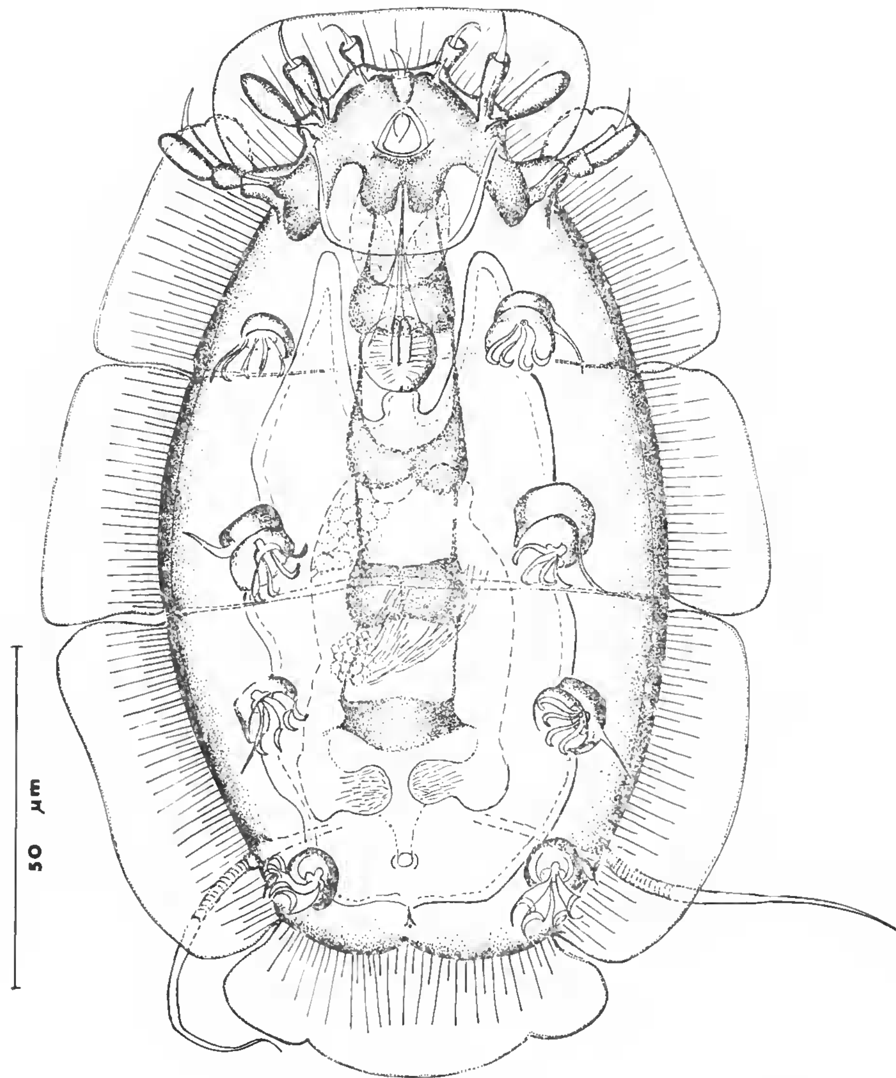


Fig. 3. — *Parmursa fimbriata* n. g., n. sp., vue ventrale de l'holotype.

fortement augmentée par les expansions en alae : ala céphalique s'étendant du socle des cirres A au-dessus de la partie frontale (L : 53 µm, hauteur : 12-15 µm) ; alae latérales antérieures(du socle du cirre A à P_1 : 35 µm avec encoche bord antérieur, hauteur : 18 µm) ; ala centrale entre P_1 et P_2 (L : 38 µm, hauteur : 18 µm) ; ala postérieure s'étendant au-delà du cirre E, bord postérieur arrondi (L : 49 µm, hauteur : 18 µm) ; ala caudale trilobée (L : 55 µm, hauteur partie médiane : 22 µm). Ces alae possèdent des piliers rayonnants de très fin diamètre et de 14-15 µm de haut, alternant avec des piliers plus courts (9-10 µm) (fig. 3 et fig. 4, A et C).

La tête, en forme de tronc de cône, est découpée par les cirrophores des différents appendices céphaliques. Scapus en entonnoir pour les cirres médians (scapus : 5 µm, flagellum : 6 µm) et médians externes (scapus : 7 µm, flagellum : 8-9 µm) (fig. 4, B). Clavas secondaires ovoïdes (L : 12 µm, l : 4 µm) implantées sur un cirrophore proche, mais distinct de celui du cirre médian externe. Cirre A à scapus allongé (10 µm), légèrement évasé, à flagellum court (7 µm), implanté sur cirrophore commun à la clava primaire. Celle-ci, composée de deux parties : une basale conique (2 µm) et une distale oblongue (10 µm) (fig. 4, A). Cône buccal à replis spiralés, stylets fins (34 µm), à furca rectiligne ; tube buccal étroit (32 µm), épaissi vers le bulbe, avec 3 placoïdes minces de 7 µm. Supports de stylets non observés.

Les pattes télescopiques sont de type halechiniscien, ainsi que les doigts, portés par un tarse étroit et sans pédoncule digital. Les doigts sont souples et comportent à moitié de leur longueur 5 replis disposés en biais (fig. 4, D). Les griffes simples, en croissant (8 µm), sont rétractables dans des gaines cuticulaires (fig. 4, E). Des soies sensorielles coxales existent sur toutes les pattes et sont de taille semblable (11-12 µm) ; sur P_4 une papille courte (4 µm) et terminée par une épine (1 µm). Les cirres E, sur cirrophores, sont très longs (50 µm), avec sur la partie proximale des bourrelets cuticulaires très fins (28 µm) et des flagelles effilés (22 µm).

Anatomie interne : Masse génitale dorsale s'étendant au-delà des P_2, conduits génitaux pairs renfermant des éléments spermiques à flagelles, pore génital arrondi, distant de 8 µm de l'anus à fente.

Description des paratypes (♀)

De taille voisine (L : 138 µm, l : 75 µm), la femelle présente une masse ovariale s'étendant jusqu'au niveau des P_2 ; les réceptacles séminaux, situés au même niveau que le pore génital, débouchent par des conduits contournés, antérieurement à l'ouverture en rosette. Celle-ci est située à 15 µm au-dessus de l'anus (fig. 4, C).

Discussion

L'appartenance de ce nouveau genre à la sous-famille des Euclavarctinae pose le problème de la hiérarchie des critères systématiques utilisés chez les Halechiniscidae. Nous considérons que, dans l'état actuel de nos connaissances, les caractères de l'appareil locomoteur et des organes sensoriels sont les plus importants.

Chez les Euclavarctinae, la morphologie des pattes est très homogène — à l'exception de *Clavarctus falculus*, chez qui il existe une large épine accessoire qui nous apparaît

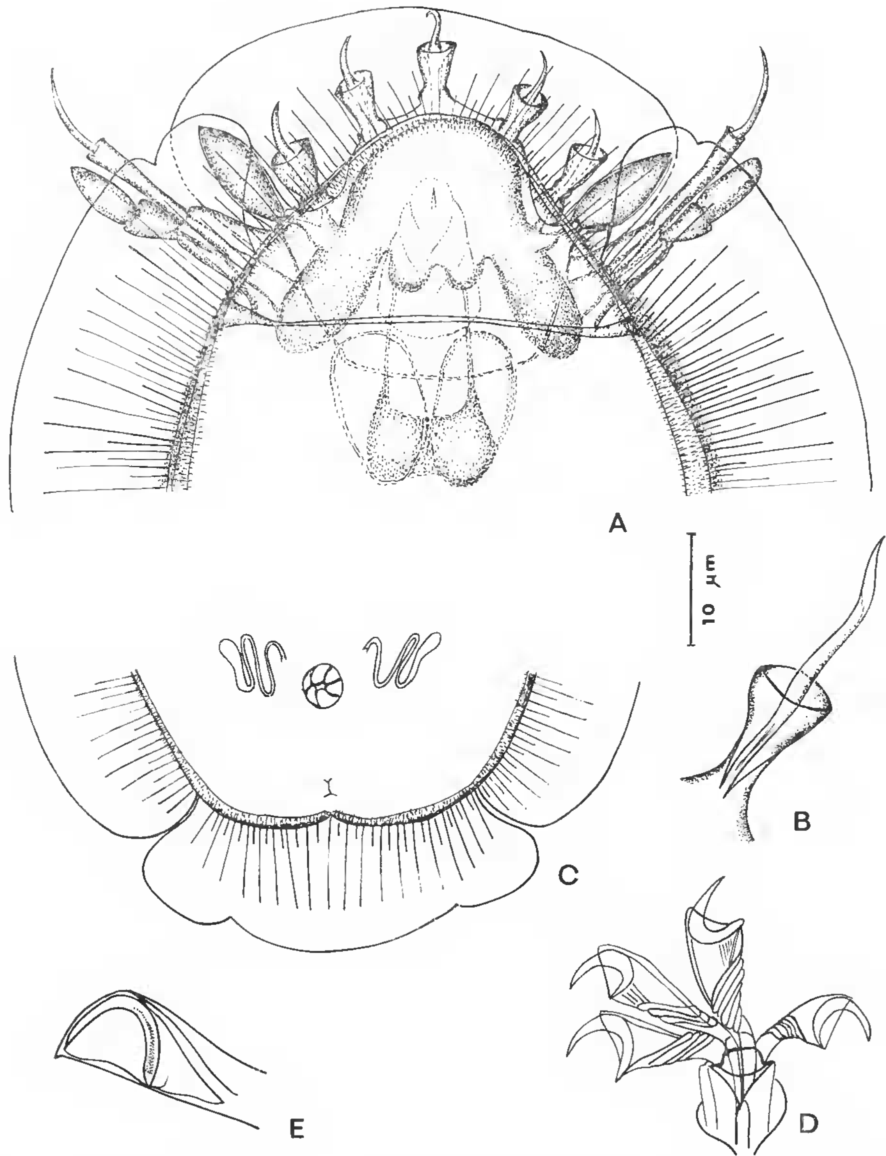


FIG. 4. — *Parmursa fimbriata* n. g., n. sp. : A, partie céphalique du paratype femelle, vue dorsale ; B, cirre céphalique : cirre médian interne ; C, vue de la partie postérieure du paratype femelle ; D, tarse et doigts de P_4 ; E, griffe rentrée dans sa gaine. (Échelle pour A, B et E.)

comme une acquisition secondaire — et à cet égard *Parmursa* peut en être facilement rapproché. L'assortiment complet d'appendices céphaliques avec clavas secondaires individualisées est un caractère présent chez tous les Euclavarctinae ainsi que chez les *Parmursa*, mais chez ce dernier genre, les clavas secondaires érigées présentent un stade beaucoup plus archaïque.

La morphologie des cirres est très variée à l'intérieur de la sous-famille, mais les scapus y sont en général bien différenciés ; ceux de *Parmursa* sont larges et bien développés et ne sont pas sans rappeler les formes observées chez les Euclavarctinae.

Les différences principales entre *Euclavarctus* (et les trois genres voisins) et *Parmursa* portent sur la configuration céphalique, qui est originale, et sur l'implantation des cirres A et clavas primaires sur un lobe céphalique et un socle communs, qui se rencontre chez *Parmursa* et dans d'autres sous-familles telles que Florarctinae et Halechiniscinae, et même chez les Batillipedidae.

Un autre caractère original est constitué par la présence d'alae entourant le corps, et dont la structure diffère de celle qui est déjà connue. En situation intermédiaire entre les alae des Florarctinae sans piliers et les collerettes à fort pilier des Styraconyxinae, les formations à fines nervures des *Parmursa* ne pourront être comprises que lorsque des études ultrastructurales auront été effectuées.

Quant à la forme et à la disposition des conduits génitaux femelles de *Parmursa*, elles sont semblables à celles que l'on rencontre chez les Euclavarctinae, et ce critère, encore peu utilisé, a certainement une grande importance (Kristensen & Higgins, *sous presse*).

Nous postulons que *Parmursa* est un Euclavarctinae primitif, à partir duquel des formes simplifiées et plus épurées auraient pu apparaître, notamment en mer profonde (cf. *Proclavarctus* et, au-delà, *Coronarctus*).

Halechiniscinae (Thulin, 1928)

Depuis la création des Styraconyxinae, Florarctinae, Tanarctinae et Euclavarctinae, la sous-famille des Halechiniscinae ne comprend plus que les genres *Halechiniscus* Richters, 1908, *Microlyda* Plate, 1889, et *Echinursellus* Iharos, 1968.

Microlyda est évidemment une larve et doit être considérée *incertae sedis* ; *Echinursellus*, par son absence de doigts, ne peut être un halechiniscide et demande révision. Le genre *Orzeliscus* ne possède pas de griffes. Sa révision par Pollock (1982) montre ses affinités avec les Halechiniscidae. Celles-ci sont confirmées par la découverte du nouveau genre décrit ci-dessous. Le statut d'*Orzeliscus* sera donc traité après cette description.

CHRYSOARCTUS n. g.

Diagnose : Halechiniscinae avec tibia rectiligne, et tarse évasé en éventail où les 4 doigts sans pédoncule sont implantés côte à côte. Griffes simples avec petit calcar externe, papille P_4 de petite taille.

Étymologie : Du grec χρυσοῶ, doré, pour rappeler la couleur du tube digestif de l'animal.

Espèce-type : *Chrysoarctus briandi*[1] n. sp.

Chrysoarctus n. sp.
(Fig. 5 et 6)

Diagnose : *Chrysoarctus* avec clavas annelées plus courtes que le cirre A, chez les mâles comme chez les femelles. Expansion lobée latérale au-dessus des P_4.

Holotype : Un mâle à maturité génitale, déposé au MNHN, Paris, sous le n° AR 349.

Paratype : un mâle à maturité génitale : MNHN, Paris, n° AR 312.

Localité : Ride des Comores (13°00',04 S-44°54',01 E). Prof. : 770 m. Sable organogène.

Autres spécimens : Une femelle adulte : MNHN, Paris, n° AA 130 ; plateau continental au large de Brest (47°55' N-7°05' W) ; prof. : 170 m, sable coquillier ; campagne « Charcot », 1968 ; St. 8 ; coll. J. Renaud-Mornant. Un mâle adulte : MNHN, Paris, n° AH 448 ; plateau continental au large d'Ipanema, Brésil (23°03' S-43°17',3 W) ; prof. : 22 m, sable grossier ; coll. J. Renaud-Mornant.

Description de l'holotype

Corps trapu de 120 µm de long sur 58 de large ; expansion cuticulaire latérale hémisphérique entre P_1 et P_2 et entre P_2 et P_3, et formant un lobe allongé, ovoïde, entre P_3 et P_4. Replis cuticulaires dorsaux correspondant à l'insertion de chaque paire de pattes. Cuticule très fortement ponctuée, piliers bien visibles surtout dorsalement, moins élevés ventralement. Seule la région péribuccale présente deux plages rectangulaires d'aspect chagriné, non ponctué, représentant probablement des clavas secondaires modifiées (fig. 5).

Tête grossièrement rectangulaire, avec avancée frontale peu bombée où sont insérés les cirres médians internes, et lobes latéraux étirés, coniques, portant cirres A et clavas. Les cirres médians externes sont nettement ventraux (fig. 5).

Tous les cirres médians possèdent un cirrophore arrondi, un scapus allongé et ouvert en entonnoir, et un flagellum rectiligne, puis brusquement effilé en pointe très fine (fig. 6, A).

Les mesures sont les suivantes (scapus et flagellum en µm) : Cirre médian (4 et 15), cirres médians internes (4 et 12), cirres médians externes (3 et 10). Cirre A et clava insérés sur cirrophore commun. Clavas (19 µm), cirres A (7 et 18). Les clavas portent à leur base deux organites réfringents ; elles sont larges, allongées, arrondies distalement et portent 5 à 6 replis disposés à moitié de leur longueur.

La morphologie des pattes est simple : tibia rectiligne, tarse largement évasé où les doigts sont tous insérés au même niveau. Pas de pédoncule, mais, en vue latérale, la cuticule interne des doigts apparaît légèrement épaissie, en dessous des griffes, mais sans continuité avec celles-ci. Les griffes sont rétractables dans des gaines ; elles sont simples, sans épine accessoire, ni éperon, mais possèdent un calcar externe pointu (fig. 6, B et C).

Les coxas de P_1, P_2 et P_3 portent toutes une soie sensorielle composée d'un scapus et d'un flagellum très semblables aux cirres céphaliques ; elles mesurent : 3 et 10, 4 et 6,

1. Dédié à M. P. Briand, du CENTOB, Brest.

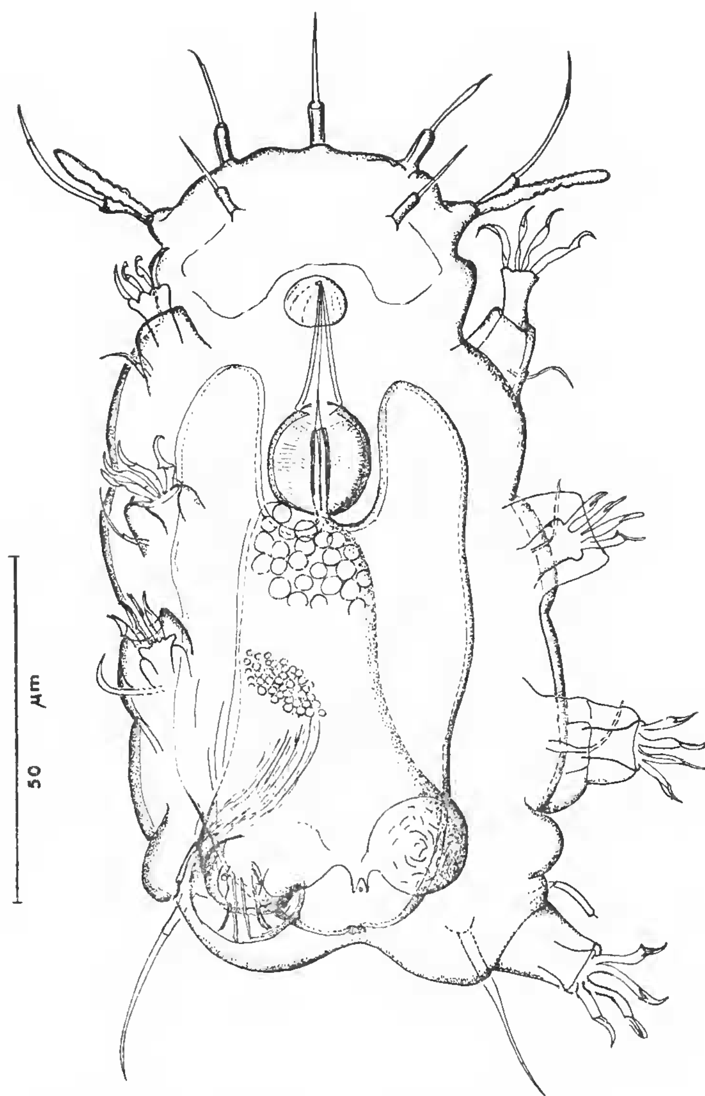


Fig. 5. — *Chrysoarctus briandi* n. g., n. sp., vue ventrale de l'holotype.

4 et 7 µm respectivement. Sur P_4, une eourte papille, insérée sur cirrophorc de 1 µm, avec organite réfringent, et constituée d'une partie oblongue (5 µm) et d'une pointe distale (1 µm). Dorsalement au-dessus des P_4, eirre E sur eirrophorc conique avcc partie proximale formant manchon (8 µm) et partie distale flagellaire (24 µm).

Anatomie interne : Orifice buccal rond, très petit, s'ouvrant au milieu d'un bourrelet cutieulaire uni, subsphérique. Stylets fins (20 µm) ; les fureas n'ont pas été vues, mais de

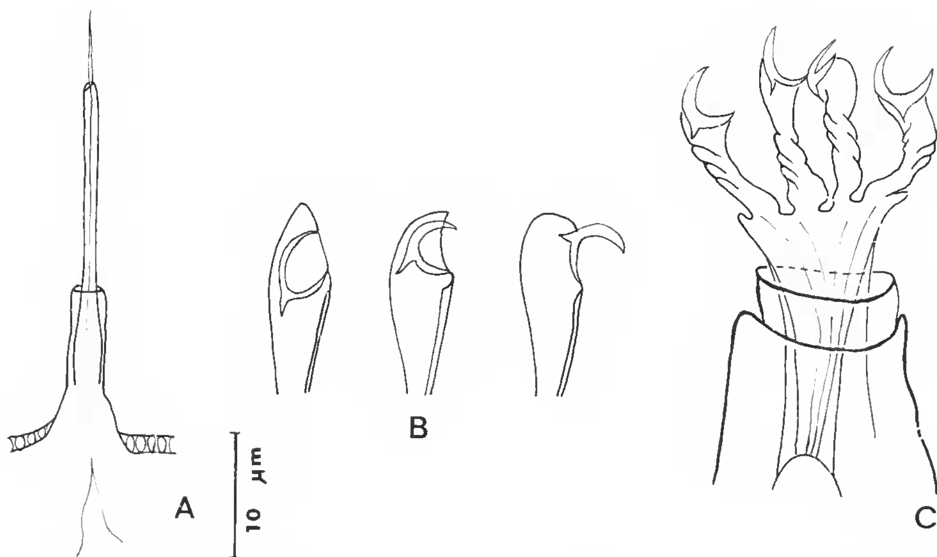


Fig. 6. — *Chrysoarctus briandi* n. g., n. sp. : A, cirre céphalique ; B, griffe rétractée dans sa gaine à gauche et complètement sortie à droite, au milieu position intermédiaire ; C, tarse et doigts de la P_3.

minees supports de stylets aeeolés au bulbe sont présents. Tube bueeal (19 µm) évasé à sa base. Bulbe subsphérique de 11 µm de diamètre, avee plaeoïdes fins presque reetilignes. Estomae de eouleur jaunâtre avee granules sphériques plus foneés. Masse génitale s'étendant dorsalement jusqu'au bulbe. Partie antérieure du testieule eontenant des eellules de taille identique (⩽ 3 µm), partie moyenne avee des eellules plus petites (1 µm) devenant flagellées dans le lobe inférieur et les deux lobes ventraux de part et d'autre de l'ouverture génitale. Celle-ei est ovale et présente deux apophyses internes ; elle est située à 4 µm au-dessus de l'anus qui forme une fente sinueuse.

Autres spécimens

1. Le paratype (mâle n° AR 312) est de taille identique, aussi bien en ee qui eoneerne le eorps (120 µm) que tous les appendiees. Maturité sexuelle atteinte également avee éléments flagellés bien visibles, ressemblant à eeux de *Tanarctus*.

Un autre mâle (n° AH 448), en provenanee de la zone néotropieale Atlantique, atteint la longueur de 160 µm, avee 90 µm, de large et les mesures suivantes : eirre médian, 5 et 11 ; eirres médians internes, 10 et 20 ; eirres médians externes, 10 et 15 ; clava, 25 ; eirres A, 12 et 26 ; soies eoxales, 10 et 11 ; eirre E, 30 µm. Lobes eutieulaires dorsaux bien marqués à la hauteur des trois premières pattes, ainsi que le lobe postérieur oblong au-dessus des P_4.

2. La femelle, en provenanee de l'Atlantique Est, a une taille légèrement supérieure à eelle du mâle (L : 128 µm, l : 60 µm) ; avee lobes latéraux arrondis présents au-dessus

des P_4. Appendices céphaliques, organes sensoriels coxaux et cirre E de taille et de forme identiques à celles du type. Seules les clavas primaires ont des plis moins prononcés.

L'ovaire, de 50 µm de longueur, s'étend du niveau de l'insertion des P_2 à celle des P_4, à la hauteur desquelles se trouve un ovule de 20 µm de diamètre. Gonopore en rosette à 10 µm au-dessus de l'anus. Conduits latéraux des réceptacles séminaux non vus.

Discussion

L'allure générale, la forme de la tête et les griffes simples permettent de classer *Chrysoarctus* parmi la sous-famille Halechiniscinae. Cependant, la morphologie fine des organes locomoteurs révèle que la forme du tarse et les griffes, ainsi que l'implantation des doigts, ne sont pas semblables à celles que l'on rencontre chez le genre-type *Halechiniscus*.

La partie tarsienne est nettement simplifiée : elle s'évase seulement en entonnoir pour former les gaines digitales, elles-mêmes ne présentant plus que de faibles traces de torsions et de plis qui se trouvent nettement prononcés chez le genre voisin *Halechiniscus*, ou également chez les Euclavarctinae. De plus, les griffes fortement arquées et possédant un calcar externe sont différentes de celles des genres énoncés plus haut, et rappellent plutôt celles que présentent les Florarctinae les plus évolués, tel *Wingstrandarctus intermedius* (Renaud-Mornant, 1967) ou les Tanarctinae. Il apparaît donc tout à fait justifié de créer un nouveau genre pour ce taxon, en se fondant sur l'originalité de la morphologie de l'appareil locomoteur, dont l'importance au plan générique a été souvent mise en évidence (Kristensen et Renaud-Mornant, 1983 ; Kristensen et Higgins, *sous presse*). Il est intéressant de remarquer que de fortes affinités peuvent être trouvées entre *Chrysoarctus* et le genre non ongulé *Orzeliscus* Bois-Reymond-Marcus, 1952, récemment réexaminé par Pollock (1982). Ces affinités s'observent non seulement au niveau de l'appareil locomoteur : tibia, tarse et implantation des doigts semblables, mais aussi au niveau de la structure et l'épaisseur de la cuticule et de ses expansions au-dessus des P_4. *Chrysoarctus* représenterait alors une des étapes conduisant à la morphologie simplifiée des pattes, telle que nous la constatons chez *Orzeliscus*.

CONSIDÉRATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES

Les récentes descriptions de nouveaux taxons parmi les Halechiniscidae posent le problème des relations phylétiques entre les genres connus depuis longtemps, tels *Halechiniscus* ou *Actinarctus*, par exemple, et ceux qui ont été découverts plus ou moins récemment, tels *Tanarctus*, *Ligiarctus*, *Wingstrandarctus*, *Florarctus*, *Euclavarctus* etc., dont l'originalité a conduit leurs descripteurs à la création de nouvelles sous-familles.

Nous estimons qu'à l'heure actuelle, une révision de la famille des Halechiniscidae est prématurée, étant donné le rythme actuel des nouvelles découvertes dues à l'intensification des prospections dans différents milieux sédimentaires marins : arctiques (Kristensen, 1977 ; Kristensen et Higgins, *sous presse*), tropicaux (Renaud-Mornant, 1979 *a* et *b*, 1981 *a* et *b*), abyssaux (Renaud-Mornant, 1975, 1980) et souterrains (Grimaldi de Zio *et al.*, 1982).

Dans un souci de coordination des résultats et d'une meilleure compréhension des choix systématiques que nous avons effectués lors de l'étude des spécimens de la campagne Benthedi (Renaud-Mornant, 1983, et présent travail) et en tenant compte du récent travail de Pollock (*op. cit.*), nous passerons en revue les stades évolutifs subis par quelques caractères morphologiques des genres de cette famille afin d'aboutir à la construction d'une clé et d'un cladogramme (fig. 7).

1. L'évolution des organes sensoriels, en particulier réduction des clavas secondaires ou des papilles P_4, revêt une très large gamme de variations chez les Halechiniscidae. En ce qui concerne les clavas secondaires, nous postulons que les formes primitives étaient érigées et semblables aux clavas primaires, comme chez les *Parastygarctus*. Cette plésiomorphie serait illustrée parfaitement chez *Parmursa*, ou même chez certains *Tanarctus*. Les tendances à la réduction sont observables chez les Euclavarctinae, puis chez les Florarctinae, où les clavas secondaires ne sont plus érigées, mais forment des sacs aplatis ; à un stade ultérieur elles sont réduites à des plaques chez *Orzeliscus*, puis enfin vestigielles chez *Halechiniscus* et *Chrysoarctus*.

L'importance systématique de la morphologie des papilles P_4 a été mise en évidence principalement chez les Tanarctinae (Renaud-Mornant, 1979 *a*, 1980) et chez les Styraconyxinae (Kristensen et Higgins, *sous presse*). Dépassant la longueur du corps chez les Tanarctinae, de forme allongée et courte chez *Florarctus* et *Chrysoarctus*, et de petite taille plus ou moins sphériques dans les autres genres, elles présentent des écarts de taille et de forme si grands qu'il est difficile à l'heure actuelle, et en l'absence de chaînon intermédiaire, de suivre une série évolutive complète.

2. La présence de structures cuticulaires sous forme de voiles soutenus par des piliers de plus ou moins grande taille, ou d'alae sans piliers, peut être considérée comme une autapomorphie, probablement liée à des modes de vie particuliers, ainsi que nous l'avons constaté lors de la description de *Tholoarctus natans* Kristensen et Renaud-Mornant, 1983. La diversification de ces formations est grande chez les Halechiniscidae et reste encore difficile à interpréter à des fins phylétiques avant que des études approfondies sur la structure de la cuticule ne soient effectuées dans chaque genre.

3. Organes locomoteurs. Nous avions montré que chez les Styraconyxinae (Kristensen et Renaud-Mornant, 1983), la possession de griffes complexes et de pédoncules pédieux étaient des caractères plésiomorphes, évoluant vers la simplification ou la réduction, et que des séries semblables pouvaient se constater également au niveau des organes sensoriels ou des expansions cuticulaires. Il apparaît que des relations similaires peuvent être trouvées chez les autres Halechiniscidae, notamment au niveau de la morphologie de l'appareil locomoteur qui est beaucoup plus diversifié que chez les seuls Styraconyxinae. C'est ainsi que l'on constate une série de simplifications des pattes halechiniscidiennes. En partant de celles des Florarctinae possédant un tarse complexe avec pédoncules pédieux à la base des doigts externes et des griffes articulées, se situent ensuite des formes (Tanarctinae) à tarse triangulaire (bourrelet basal des doigts externes représentant le pédoncule réduit) et à griffes simples à calcar, puis les tarses droits, sans pédoncules digitaux et griffes simples (*Parmursa*, *Euclavarctus*, *Halechiniscus*), pour aboutir aux tarses en entonnoir, où s'implantent des doigts simples avec griffes simples (*Chrysoarctus*), ou même dépourvus de griffes (*Orzeliscus*).

4. Les similitudes constatées dans la morphologie des pattes et des doigts de *Chrysoarctus* et *Orzeliscus* permettent de penser qu'*Orzeliscus* pourrait être un *Chrysoarctus* ayant perdu ses griffes. Ceci renforcerait les arguments en faveur de l'appartenance d'*Orzeliscus* aux Halechiniscidae, ainsi que le préconise Pollock, après une étude comparative du genre. Toutefois, bien qu'en étant d'accord avec cet auteur pour inclure *Orzeliscus* dans les Halechiniscidae, la perte des griffes nous paraît un caractère si important qu'il nous semble obligatoire de conférer à ce genre une individualité propre, à l'intérieur de la famille. Ceci est possible en transformant la famille Orzeliscidae proposée par Schulz (1963) en sous-famille Orzeliscinae, pour l'incorporer aux Halechiniscidae. Considérée comme un rameau extrême, elle se situerait phylogénétiquement au-delà des Halechiniscinae, dont elle dériverait probablement par la lignée représentée actuellement par le genre *Chrysoarctus*.

Nous proposons de transformer la famille Orzeliscidae Schulz, 1963, en sous-famille et de l'inclure dans les Halechiniscidae.

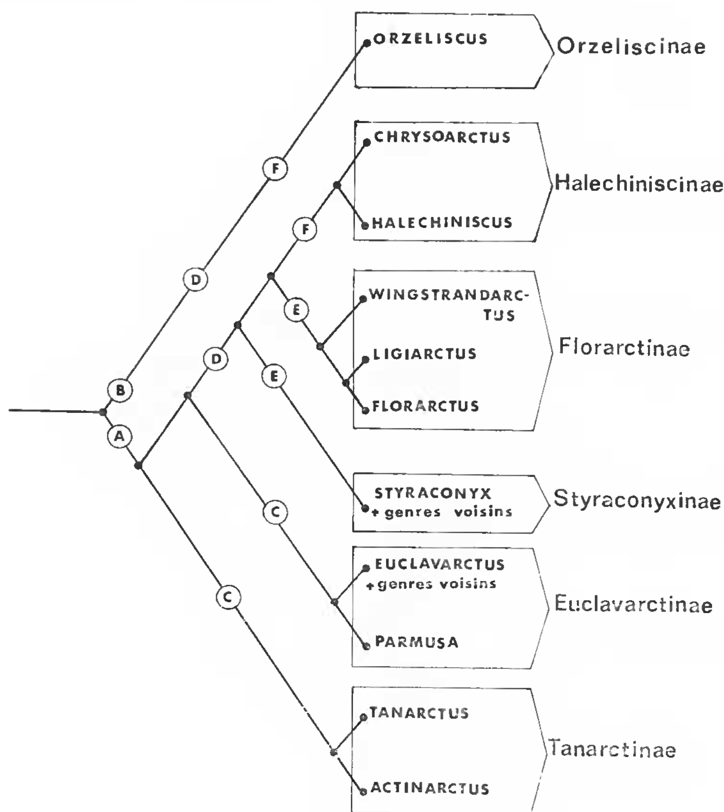


Fig. 7. — Cladogramme des genres et des sous-familles d'Halechiniscidae. Évolution des caractères suivants : A, présence de griffes ; B, leur absence ; C, possibilité de clavas secondaires bien développées ; D, leur réduction ou leur absence ; E, présence de deux à quatre pédoncules dans/ou à la base des doigts ; F, attaches des doigts simplifiées.

Orzeliscinae Schulz, 1963
(= Orzeliscidae Schulz, 1963, nov. comb.)

Diagnose : Halechiniscidae avec tarse évasé en entonnoir et quatre doitgs porteurs de baguettes adhésives, remplaçant les griffes. Clavas secondaires aplaties, rabattues ventralement.

Genre et espèce-types : *Orzeliscus belopus* Bois-Reymond-Marcus, 1952.

Émendation de la diagnose par Pollock, 1982 : 198.

Le rattachement des Orzeliscinae aux Halechiniscidae entraîne l'émendation de la diagnose de cette famille.

Halechiniscidae Thulin, 1928

Diagnose (émend.) : Arthrotardigrades dépourvus de plaques. Appendices céphaliques complets, mais clavas secondaires parfois modifiées ou vestigielles. Adultes avec pattes terminées par quatre doigts, chacun portant une griffe ou une lame cuticulaire.

Clé des genres d'Halechiniscidae

1 — Doigts avec griffes 2
Doigts sans griffes .... *Orzeliscus*

2 — Doigts avec pédoncule s'étendant entre la base du doigt et la griffe .... *Styraconyx* et genres voisins
Doigts avec pédoncule seulement à la base, dans le tarse 3

3 — Doigts avec pédoncule à leur base ; alae sans pilier, simples, présentes ; clavas secondaires aplaties entourant la bouche 4
Doigts sans pédoncule à leur base 6

4 — Griffes avec pseudo-articulation ou encoche 5
Griffes simples .... *Wingstrandarctus*

5 — Plusieurs alae entourant le corps .... *Florarctus*
Une seule ala .... *Ligiarctus*

6 — Griffes en forme de croissant, calcar externe fort.
Papilles P_4 longues ou bifurquées 7
Griffes en forme de croissant, calcar externe faible.
Épine accessoire pouvant être présente sur doigts internes.
Papilles P_4 courtes 8

7 — Longs piliers dans l'épicuticule dorsale ou latérale .... *Actinarctus*
Piliers de l'épicuticule courts .... *Tanarctus*

8 — Clavas secondaires présentes 9
Clavas secondaires indistinctes ou absentes 10

9 — Clavas secondaires érigées ; corps entouré d'alae à fins piliers .... *Parmursa*
Clavas secondaires subsphériques ; corps ovoïde sans alae à piliers .... *Euclavarctus* et genres voisins

10 — Tarse étroit avec encoche latérale pour implantation des doigts externes .. *Halechiniscus*
Tarse élargi en entonnoir ; doigts externes et internes insérés sur un même plan .... *Chrysoarctus*

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Les références des descriptions originales se trouvent dans la monographie de Ramazzotti (1972 et suppt 1974) et une bibliographie plus récente est donnée dans Renaud-Mornant (1982 *b*).

Grimaldi de Zio, S., M. d'Addabbo Gallo, R. Morone de Lucia, R. Vaccarella & P. Grimaldi, 1982. — Quattro nuove specie di Halechiniscidae rinvenute in due grotte dell'Italia meridionale (Tardigrada : Heterotardigrada). *Cah. Biol. mar.*, **23** : 415-426.

Kristensen, R. M., 1977. — On the marine genus *Styraconyx* (Tardigrada, Heterotardigrada, Halechiniscidae) with description of a new species from a warm spring on Diskö Island, West Greenland. *Astarte*, **10** : 87-91.

— 1983. — On the biology of *Wingstrandarctus corallinus* nov. gen., nov. sp., with note on the symbiotic Bacteria in the subfamily Florarctinae (Arthrotardigrada). *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.* (sous presse).

Kristensen, R. M., & T. E. Hallas, 1980. — The Tidal Genus *Echiniscoides* and its variability, with erection of Echiniscoididae fam. n. *Zool. Scripta*, **9** : 113-127.

Kristensen, R. M., & R. P. Higgins. — Revision of *Styraconyx* (Tardigrada : Halechiniscidae) with description of two new species from Diskö Bay, West Greenland. *Smith. Contr. Zool.* (sous presse).

Kristensen, R. M., & J. Renaud-Mornant, 1983. — Existence d'Arthrotardigrada semibenthiques de genres nouveaux de la sous-famille des Styraconyxinae subfam. nov. *Cah. Biol. mar.*, **24** : 337-354.

McKirdy, D., P. Schmidt & McGinty-Bayly, 1976. — Interstitielle Fauna von Galapagos. XVI. Tardigrada. *Mikrofauna Meeresbodens*, **58** : 1-43.

Pollock, L. W., 1982. — A closer look at some marine heterotardigrada I. The morphology and taxonomy of *Orzeliscus*. Proc. third Int. Symp. Tardigrada, Johnson City, Tennessee, U.S.A., 1980, East Tenn. State Univ. Press : 193-201, fig. 1-2.

Ramazzotti, G., 1972. — Il phylum Tardigrada. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, Supplt, **28** : 1-732.

— 1974. — Il phylum Tardigrada. Supplt A. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, **31** : 69-179.

Renaud-Mornant, J., 1975. — Deep-sea Tardigrada from the « Meteor » Indian Ocean Expedition. « *Meteor* » *Forsch. Ergebnisse*, ser. D, **21** : 54-61.

— 1979*a*. — Tardigrades marins de Madagascar. I. Halechiniscidae et Batillipedidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **1**, section A, (1) : 257-277.

— 1979*b*. — Tardigrades marins de Madagascar. II. Stygarctidae et Oreellidae. III. Considérations écologiques générales. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **1**, section A, (2) : 339-351.

— 1980. — Description de trois espèces nouvelles du genre *Tanarctus* Renaud-Debyser, 1959, et création de la sous-famille des Tanarctinae, subfam. nov. (Tardigrada, Heterotardigrada). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **2**, section A, (1) : 129-141.

— 1981*a*. — *Stygarctus gourbaultae* n. sp. un nouveau Tardigrade marin (Arthrotardigrada) de la Guadeloupe. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **3**, section A, (1) : 175-180.

— 1981*b*. — *Raiarctus colurus* n. g., n. sp., et *R. aureolatus* n. sp., Tardigrades (Arthrotardigrada) marins nouveaux de sédiments calcaires. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **3**, section A, (2) : 515-522.

— 1982*a*. — Sous-famille et genre nouveaux de Tardigrades marins (Arthrotardigrada). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **4**, section A, (1-2) : 89-94.

— 1982*b*. — Species diversity in marine Tardigrada. Proc. third int. Symp. Tardigrada. Johnson City, Tennessee, U.S.A., 1980, East Tenn. State Univ. Press : 149-178, fig. 1-11.

— 1983. — Tardigrades abyssaux nouveaux de la sous-famille des Euclavarctinae n. subfam. (Arthrotardigrada, Halichiniscidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **5**, section A, (1) : 201-219.

Schulz, E., 1963. — Über die Tardigraden. *Zool. Anz.*, **171** : 3-12.

Van der Land, J., 1975. — The Parasitic marine Tardigrade *Tetrakentron synaptae. Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, supplt., **32** : 413-423.